临夏盆地晚中新世爪兽亚科(奇蹄目,哺乳纲)一新种

陈少坤[1,2] 邓 涛[2] 何 文[3] 陈善勤[3]
(1 重庆中国三峡博物馆,重庆三峡古人类研究所 重庆 400015)
(2 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所,脊椎动物进化系统学重点实验室 北京 100044)
(3 和政古动物化石博物馆 甘肃和政 731200)

摘要:爪兽在我国新近纪地层中发现的数量和种类都相当稀少。本文根据产自甘肃省临夏盆地晚中新世柳树组的一批化石材料建立的一个爪兽化石新种临夏奈王爪兽(*Nestoritherium linxiaense* sp. nov.)是此属目前所发现的最原始的种类。新种以鼻骨与泪骨相接触、上臼齿原小尖萎缩、原脊不太发育、下颌粗壮、齿隙短、下犬齿可能存在但发育较弱以及p4下内尖孤立而区别于其他各种。根据新发现的化石,确立了 *Nestoritherium* 属名的有效性,并将修订后的 *Nestoritherium wuduense* (Xue & Coombs, 1985)归入其中,认为此属是 *Hesperotherium* 的祖先类型。

关键词:临夏盆地,晚中新世,爪兽亚科,奈王爪兽
中图法分类号:Q915.877 **文献标识码**:A **文章编号**:1000－3118(2012)01－0053－21

爪兽是一类灭绝了的奇特的奇蹄动物,其演化历史悠久,最早发现于早始新世,最晚则见于我国的早更新世最晚期或中更新世早期地层中(童永生、王景文,2006;李晓晨、邓凯,2003;同号文,2006;Owen, 1870)。始新世以后爪兽的肢骨,特别是远端部分,变得非常特化,引起了古生物学家对其功能和生态的极大兴趣(邱占祥等,1998)。爪兽牙齿的主要特征有:低冠、前臼齿不臼齿化、上牙为丘形－新月形齿(bunoselenodont),而下牙为丘形－脊形齿(bunolophodont)。爪兽的食谱应当包括柔软多汁、纤维含量较低的嫩叶或杂草以及细嫩的树枝(Coombs, 1982;Schulz et al., 2007)。

爪兽化石在我国晚新生代的地层中发现的数量非常稀少,这无疑和新生代晚期气候变干变冷有关。气候的恶化使这类以树叶为主要食物的奇蹄动物趋向灭亡(邱占祥,2002)。中国新近纪的爪兽亚科化石到目前为止共计3属5种(包含1个相似种),它们是 *Chalicotherium brevirostris* (Colbert, 1934), *C.* cf. *C. brevirostris* (Colbert, 1934), *Anisodon yuanmouensis* (Ma, 1997), *A. salinum* (Cooper, 1911)和 *Nestoritherium wuduense* (Xue & Coombs, 1985)。由于爪兽化石一般比较破碎零散或磨蚀较为严重,还有许多化石材料不能鉴定到属或种。

1) 国家重点基础研究发展计划项目(编号:2012CB821906)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(编号:KZCX2－YW－Q09)、国家自然科学基金(批准号:40730210, J0930007)和全国地层委员会资助。

收稿日期:2011－04－02

通过近几年的考察,我们在临夏盆地发现了保存状态很好的多件爪兽化石,本文记述的正是其中的一个种类,此种和所有已知的爪兽种类都不相同,因而命名为一新种 *Nestoritherium linxiaense* sp. nov.。此种正型标本产于甘肃省临夏回族自治州广河县阿力麻土乡巴家村后山,位于广通河北岸、临夏晚新生代沉积盆地的中央部分(图1)。

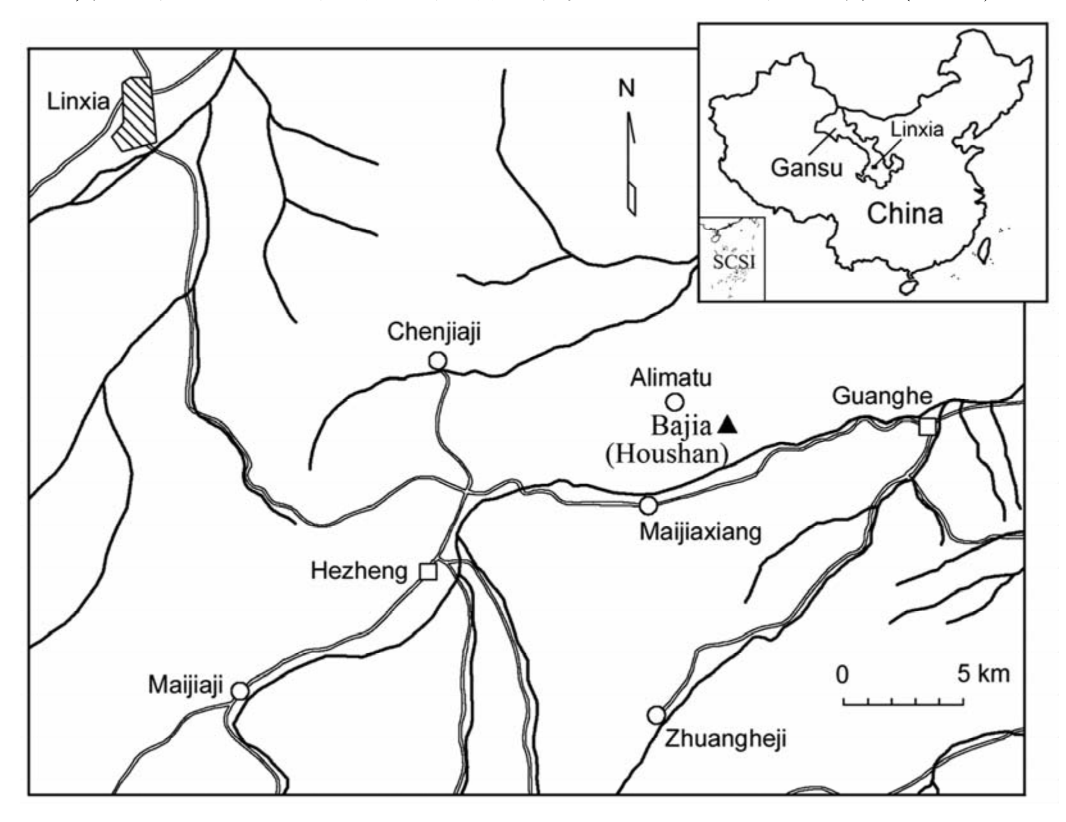


图1 临夏盆地后山地点的地理位置

Fig. 1 Location of Houshan in the Linxia Basin

描述方法与术语 本文牙齿描述术语主要参考同号文(2006)、Zapfe (1979)和邱占祥、王伴月(2007), 头骨特征描述主要依据 Sisson (1953)。

缩写说明 HMV: 和政古动物化石博物馆标本编号;IVPP V: 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本编号;XBBD: 西北大学地质系标本编号。

1 系统描述

哺乳纲 Class Mammalia Linnaeus, 1875

奇蹄目 Order Perissodactyla Owen, 1848

爪兽科 Family Chalicotheriidae Gill, 1872

爪兽亚科 Subfamily Chalicotheriinae Gill, 1872

奈王爪兽属 Genus *Nestoritherium* Kaup, 1859

属型种 *Nestoritherium sivalense* (Falconer & Cautley, 1868)。

其他归入种 *Nestoritherium wuduense* (Xue & Coombs, 1985)。

地质时代 晚中新世–早更新世。

修订属征　中到大型爪兽,牙齿低冠;前臼齿退化程度高,上臼齿原小尖弱,原脊趋于退化,外脊发育,后半叶萎缩;下颌厚重,m3 后与下颌上升支之间间隙小,下门齿弱或无,下犬齿存在;下臼齿下后附尖无或极弱,后齿带发育。

评注　这个属名由 Kaup (1859)根据产于印度 Siwalik 的 *Nestoritherium sivalense* 创立,Falconer(1868)给出了更多的材料(这个种的图版显然存在一些问题,因此在本文中对其特征和测量数据进行了有选择性的采纳)。Colbert(1935)、邱占祥等(2004)和同号文(2006)都曾经对这个属进行过讨论,并确认了这个属的有效性。Anquetin et al. (2007)通过系统发育分析,将这个属并入到了 *Anisodon*, 但是在其分析中,并没有解决"*Anisodon* Clade"各种之间的关系,仅根据 *Nestoritherium* 在"*Anisodon* Clade"之中就取消这个属名未免有些牵强。

临夏盆地的新材料使我们更加相信 *Nestoritherium* 的有效性,其与 Chalicotheriinae 其他各属确实存在很显著的差异。这些差异主要表现在前臼齿的退化程度、下门齿和下犬齿的存在与否和发育水平、臼齿原小尖和原脊的演化趋势以及下颌的粗壮程度(表 1)。*Nestoritherium* 的属名是应该保留的,这个属应当包括 *Nestoritherium sivalense*, "*Anisodon*" *wuduense* 和本文所述新种。这个属应当是中国 *Hesperotherium* 的直系祖先。

表 1　奈王爪兽与其他相关属的比较

Table 1　Comparison of *Nestoritherium* and other genera

	Ratios of premolar/molar rows lengths (%)	Lower incisor and canine	Protoconule and protoloph of molars	Horizontal ramus of mandible
Chalicotherium	41.3 ~43.0	Present, well developed, except *C.* cf. *C. brevirostris*	Protoloph developed, protoconule weak	Moderately strong
Anisodon	40.7 ~41.1	Present, well developed	Protoloph variable, protoconule developed	Weak
Nestoritherium	34.6 ~36.8	Incisor absent, canine developed	Tend to be absent, or absent	Strong
Hesperotherium	a. 34 ~35.1	Absent	Absent	Strong

Note: a. estimated value.

临夏奈王爪兽(新种)*Nestoritherium linxiaense* sp. nov.

(图 2 -4; 表 2 -5)

正型标本　HMV 1432, 保存较好的头骨,头骨枕面、右侧颧弓、前颌骨和鼻骨游离部缺失,颅底部破损,带右侧 M1 -M3 (M1 仅保留唇侧一半)和左 P2 -M3 (M1 亦仅保留唇侧一半), 中等磨蚀。

其他标本　IVPP V 16366:老年头骨中段,侧向挤压变形,仅保留左侧 P3 -M3, 磨蚀较重;V 16375.1: 右 P3, 刚开始磨蚀;V 16375.2: 右 P4, 磨蚀较重,与 V 16375.1 属于同一个体;V 16376: 右下颌水平支,带犬齿和 p2 的齿槽、p3 的齿根和较为完整的 p4 -m3, 牙齿中等磨蚀。

产地和层位　正型标本(HMV 1432)、V 16366 和 V 16375 产自甘肃省临夏回族自治州广河县阿力麻土乡后山(LX0008; 地理坐标:35°29′00.6″N, 103°28′28.0″E), 柳树组中

段,晚中新世中期。下颌(V 16376)产自东乡县那勒寺乡郭泥沟,柳树组下段,晚中新世早期。

名称来源 Linxia,临夏,化石产地位于临夏盆地。

鉴定特征 头骨圆隆,额骨不与上颌骨相接,鼻骨与泪骨相接,上颌骨向后缩短,眶下孔后缘在垂向上位于 M1 中间水平,颧弓粗壮,关节后突粗壮,关节窝平坦,犁骨粗壮,鼓泡前移至关节后突之前。上臼齿原小尖萎缩,原脊不太发育。下颌粗壮,向舌侧加厚,齿隙短,下犬齿存在,p4 下内尖很弱,下臼齿齿带弱。

描述 头骨——顶面观:整个头骨顶面近菱形。鼻骨前端缺失,鼻骨结合部平坦,中央的骨缝清晰,鼻骨后缘呈弧形。额骨呈前宽后窄的梯形;眶上结节发达,上有眶上孔发育,此处成为除颧弓外的头骨最宽处;与鼻骨的骨缝清晰,左、右骨缝前端向前突伸至眼眶

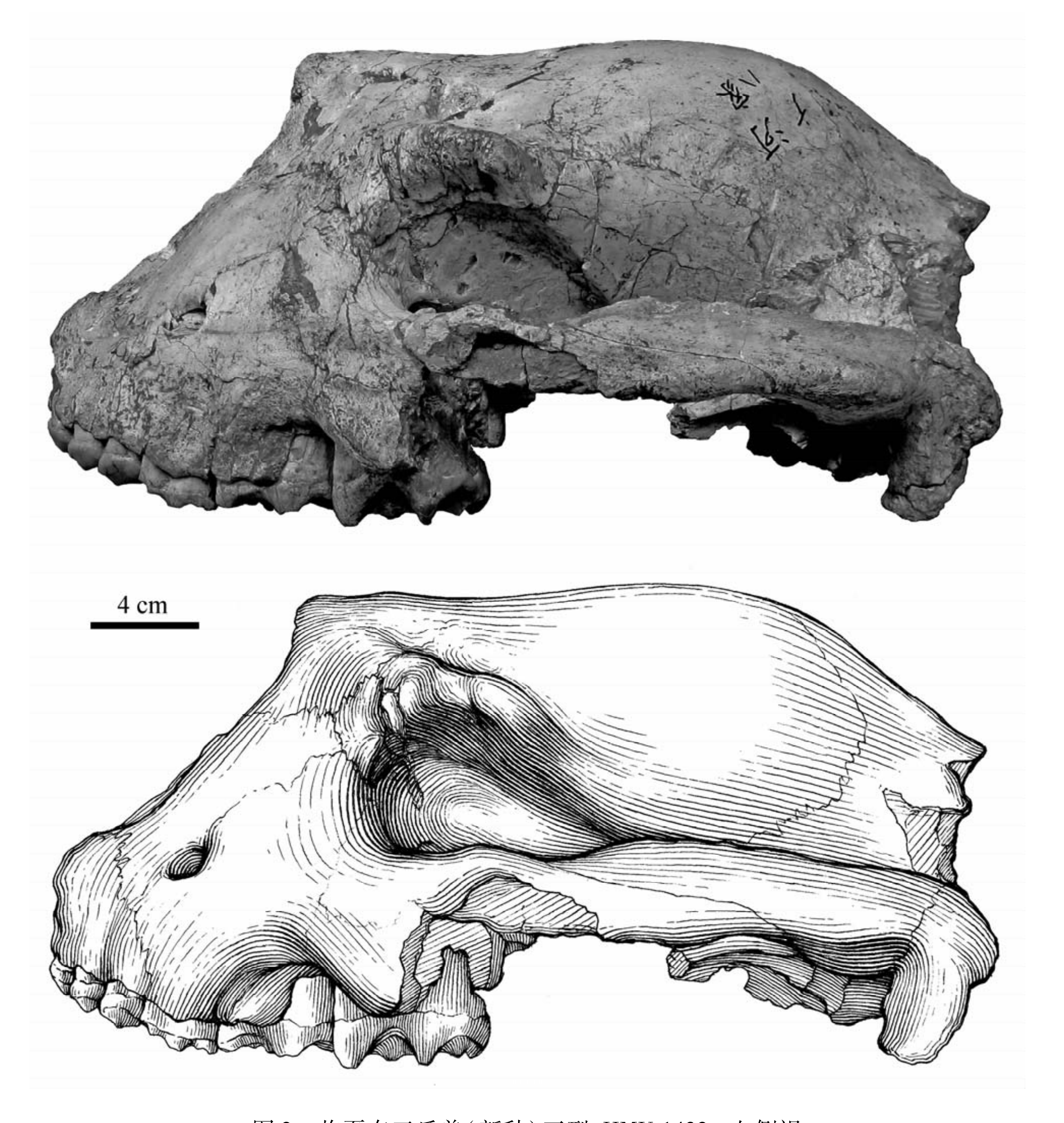


图 2 临夏奈王爪兽(新种)正型,HMV 1432,左侧视

Fig. 2 *Nestoritherium linxiaense* sp. nov., holotype, HMV 1432, left lateral view

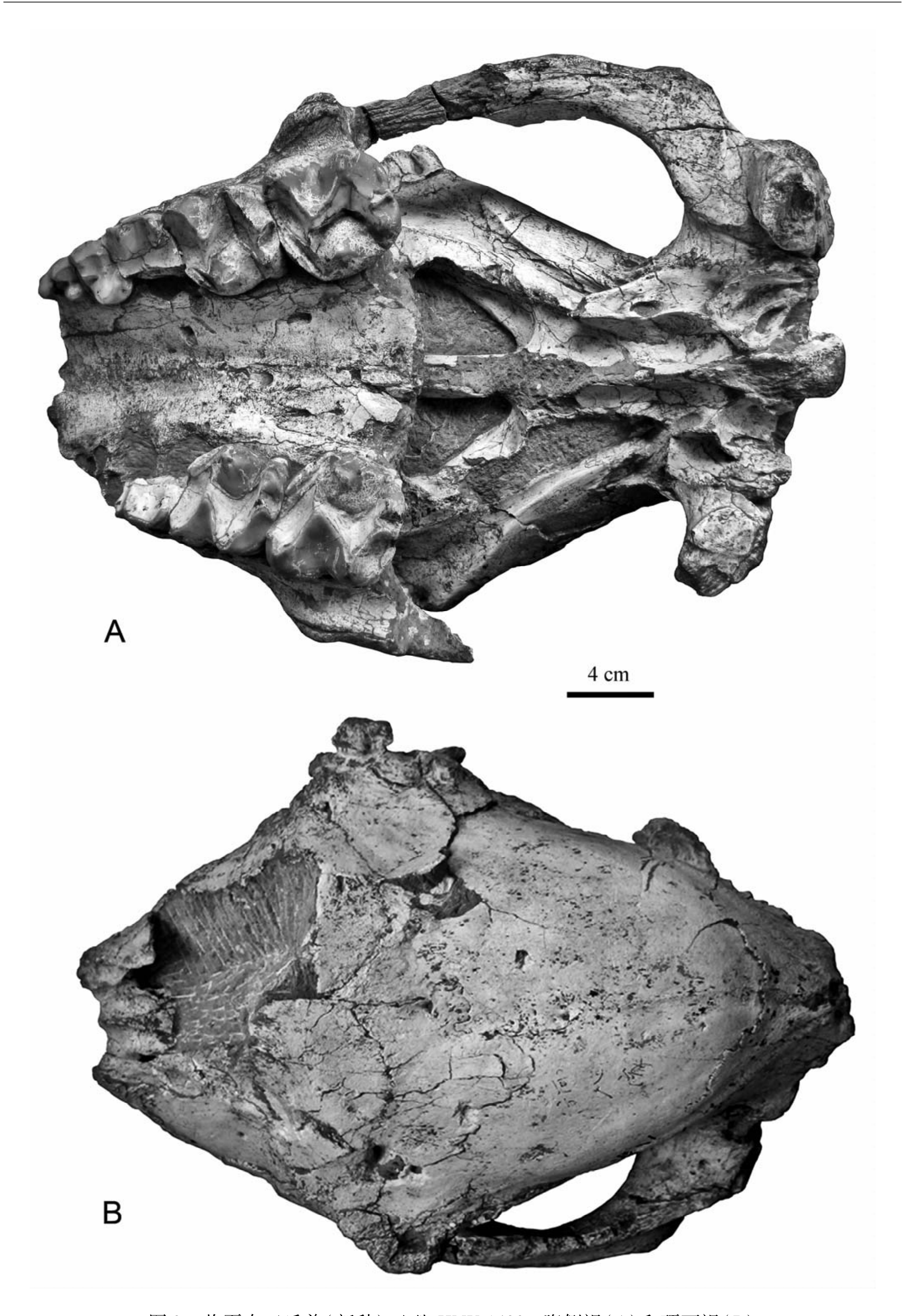


图 3 临夏奈王爪兽(新种)正型,HMV 1432, 腹侧视(A)和顶面视(B)

Fig. 3 Ventral(A) and dorsal(B) views of *Nestoritherium linxiaense* sp. nov., holotype, HMV 1432

前缘水平,使骨缝呈“人”字型;额骨与鼻骨相接,而不与上颌骨相接,额泪缝与鼻额缝的夹角很钝;中央骨缝不清楚,有宽而浅的中沟,沟中有少量的滋养孔;无额骨眶后突;脑颅膨胀,额外嵴非常弱。顶骨与额骨的骨缝清晰,呈波浪形;顶骨中央骨缝不清晰,中间有窄而浅的中沟;顶嵴不特别发育,向后收缩,但可能不愈合;顶骨后部缺失。

侧面观:头骨短,鼻骨结合部和脑颅成为头骨的高点。鼻骨结合部大;鼻切迹的底部在垂向上至少应该在 P4 – M1 位置;鼻骨与泪骨相接,鼻泪缝长度超过 15 mm。上颌骨向后缩短,近三角形,其后缘呈弧形,依次与鼻骨、泪骨和颧骨相接;上齿列从侧面看呈弧形;面部不平,下部粗糙;眶下孔大,椭圆形,后缘在垂向上位于 M1 中间水平。泪骨小,面部分别与鼻骨、额骨和上颌骨相连接,眶部与颧骨相接;在面部为梯形,各骨缝多褶皱;泪结节存在但较弱,眶部可见泪囊窝和上颌隐窝,泪囊窝小,上颌隐窝呈内窄外宽的弧形。眼眶小,近圆形;眶前缘上部有泪结节,下部平滑,在 M3 前缘水平;颞窝长而宽大。从所保留的颧弓来看,其相当粗壮;颧弓长,长度约占头骨的一半,其前缘到达 M3 前缘水平;前后走向较为平缓,弯曲程度不大,颧骨与鳞骨颧突的骨缝与头骨水平走向近乎平行;虽然破碎,但可看出颧骨眶后突存在的痕迹。颞髁位于颧弓中部靠后的位置,表现为水平向两侧延伸的扁状凸起,此处为左右颧弓间的最宽处。关节后突粗壮,从侧面看较尖锐,与颅底面近垂直,稍向前倾。

腹面观:右侧上颌骨前端可见少许与前颌骨相接的骨缝;齿列向前收缩;左、右上颌骨结合紧密,二者之间的骨缝骨化程度高;上齿列与颧骨之间存在宽而深的沟槽,沟谷底呈 U 型;上颌骨后部在 HMV 1432 上的 M3 之后缺失,而在 V 16366 保留有部分 M3 后空间;腭管前孔位于 M3 前缘水平。腭骨长,构成硬腭的后部;前端弧形,伸达 M2 原尖水平;腭

表 2 临夏奈王爪兽的头骨测量及与相关属种的比较

Table 2 Comparison of skull measurements of *Nestoritherium linxiaense* and other species of Chalicotheriinae

(mm)

Measurements	*N. linxiaense*	*A. macedonicum*	*C. brevirostris*
		de Bonis et al. (1995)	
Minimal length between P2 and infraorbital foramen	60.5	65	77
Minimal length between infraorbital foramen and orbit	62	35	46
Width of palate before P2	66.8	44	57
Width of palate before M3	74.5	67	65
Maximal width of nasal base	168.7	88[c]	
Width between supraorbital tubercles	252.2	187[c]	
Width between lacrimal tubercles	211.5		
Minimal width of braincase	105.1	85[c]	
Minimal width between parietal crests	16[a]		
Cranial height in front of M3	189	149[c]	
Maximal length of zygomatic arch	207	152	195
Maximal width between zygomatic arches		217	220

Note: a. estimated value; c. measured from plate.

表 3 临夏奈王爪兽下颌高度及与相关属种的比较

Table 3 Comparison of the depth of mandibles of *Nestoritherium linxiaense* and other species of Chalicotheriinae (mm)

Measurements	*N. linxiaense*	"*C.* cf. *C. brevirostris*"[b]	*A. grande*[c]	*N. wuduense*	*H. sinense*
		Hu, 1959	Zapfe, 1979	Xue & Coombs, 1985	Qiu, 2002
before p2	51.2		38.9		22.8
p2 – 3	54.5	49.8 ~ 52.0(50.9)	43.9	57.0	28.8
p3 – 4	55.3	53.9 ~ 54.0(54.0)	46.0		34.3
p4 – m1	58.5	60.2	49.2		40.6
m1 – 2	62.9	65.3 ~ 65.6(65.5)	57.7	60.0	53.5
m2 – 3	68.0[a]	74.6 ~ 76.2(75.5)	62.4		
after m3	90.0[a]	83.1 ~ 83.5(83.3)	73.0[a]		

Note: ( ). average value; a. estimated value; b. measured by authors; c. measured from plate.

骨后部缺失。犁骨厚重,向后延伸与基蝶骨相接,将内鼻孔分割成左右两个;内鼻孔短,长度不超过 40 mm。基蝶骨宽,其上可见尖锐而高的纵脊;蝶骨翼突仅保留基部,为薄片状,可见翼管存在。鼓泡破裂,但从保留的基部来看,鼓泡相当大;其形态应该是弯曲的,而非椭圆状;位置靠前,其前壁远在关节后突之前。关节窝平坦。关节后突稍向前倾,前壁平滑,后壁破损;基部断面为扁圆状,两侧尖锐;高约 43 mm, 基部宽 41.5 mm, 厚 27.2 mm。

下颌——V 16376 为一右下颌水平支,带犬齿和 p2 的齿槽、p3 的齿根和较为完整的 p4 – m3, 牙齿中等磨蚀。自犬齿前和下颌联合正中断裂,可见下颌联合的断裂痕迹。下颌联合部后缘位于 p2 前缘水平,齿槽间隙长 19.2 mm, 表明其吻部向前伸出较多。下颌粗壮,明显加厚,齿列靠近唇侧,水平支向后升高。m3 后缘和上升支之间间隙较小。

上牙——P2: HMV 1432 保留有一左 P2, 基本无磨蚀。三角形,前窄后宽。原尖圆锥状,位于牙齿后缘,有细脊与前尖相连;前尖最发育,占据牙齿 2/3 强,并向舌侧倾斜;后尖非常弱,近乎消失。双齿根。

P3: 三个 P3 均保存完好,仅 V 16366 略有破损,未臼齿化。外壁较平,向舌侧稍微倾斜。前尖粗壮,具弱的前附尖,后尖极微弱,磨蚀稍多时即被磨平,原尖圆钝,比 P2 更发育,占据整个舌侧面。原小尖发育,紧靠原尖。原脊细弱,自原小尖至前尖前。自前尖后亦伸出一条脊至原尖顶部,在牙齿中间形成一个封闭的空间。齿带不甚发育,仅在前后两侧存在,前齿带较后齿带更粗大,且多乳突。

P4: 三个 P4 均磨蚀较多,亚臼齿化。外壁平滑,向舌侧倾斜度比 P3 稍大。初具较发育的前附尖,不具中附尖。前尖发育。后尖开始较为发育,在磨蚀深时亦清晰可见。原尖扁圆,向后向唇侧延伸,占据舌侧面的大部分。无次尖。外脊宽阔,在唇侧视呈"W"型。原脊仅接触原尖基部,发育程度不高。后脊宽,与原尖相连。中谷在原脊和原尖接触部开口,呈"V"字型。前、后齿带发育,且都存在一个乳突,前齿带的乳突在中谷底部水平,而后齿带的乳突则与原尖顶部处于同一水平。

M1: 三个 M1 磨蚀都很重,且仅 V 16366 保留有一枚完整 M1。冠面特征大多不可见,冠面宽大于长,外壁内倾,内壁陡。外脊"W"型,前后两叶大小几乎相等。原尖扁圆,紧靠

舌侧，基部向后侧延伸，位于牙齿前半部。前后齿带在靠近舌侧的半部发育。

M2：HMV 1432 磨蚀中等稍多，V 16366 则磨蚀较重。冠面近平行四边形，即前附尖－原尖连线与中附尖－次尖连线长度相差不多。外壁斜坡状，向舌侧严重倾斜。前附尖和中附尖发育，中附尖肋粗壮，而前附尖肋则稍更粗壮；后附尖弱，几乎无。前尖凹槽开阔。前尖和后尖均内倾过牙齿中线，后尖比前尖内倾更多。原尖基部圆，但高度很小，顶部稍向舌侧倾斜，并不紧靠舌侧。原小尖萎缩。次尖磨蚀后为新月形，发育，位置较靠前。外脊发育，为不对称的“W”型，后半叶萎缩，外脊磨蚀露出的齿质面达到牙齿宽的一半；原脊较发育，到达原尖基部；后脊短而薄。中谷开阔，较深，舌侧开口将原尖和次尖远远分开，谷底为“U”型，在入口处形成一小的平台。后窝小，开阔，“V”型。齿带在舌侧很弱，主要存在于原尖基部；前齿带在靠近舌侧部分很发育，有一乳突，整体呈棱状；后齿带弱。

M3：HMV 1432 中等磨蚀，主要形态与 M2 相近，不同点在于：梯形，前宽后窄，即前附尖－原尖连线与中附尖－次尖连线长度相差较多。前附尖肋和中附尖肋更膨大，前尖凹槽更开阔。前尖向舌侧倾斜程度较低；后尖更弱；次尖更发育，磨蚀后呈新月形。外脊很发育，但后半叶更加萎缩，其“W”型更加不对称；原脊和后脊较不发育。在原脊和后脊上，可观察到不太发育的小刺。后窝更深，不开阔。V 16366 的 M3 为病态，在齿列排列上已经倾斜，仅由前附尖和 M2 相邻，整个牙齿呈现向中央萎缩的状态。

下牙——c：仅保留齿槽，齿槽很小很浅，可见犬齿已经非常退化。

p2：从齿槽保留状态可见 p2 为单齿根。可能为单叶结构。

p3：保留齿根，双齿根。下三角座横截面积小于下跟座。

p4：双齿根，亚臼齿化。“W”型结构不明显。下三角座明显大于下跟座，而且其冠高超出下跟座很多，使下三角座看起来更粗壮。下后尖最发育，而下前尖和下内尖发育水平

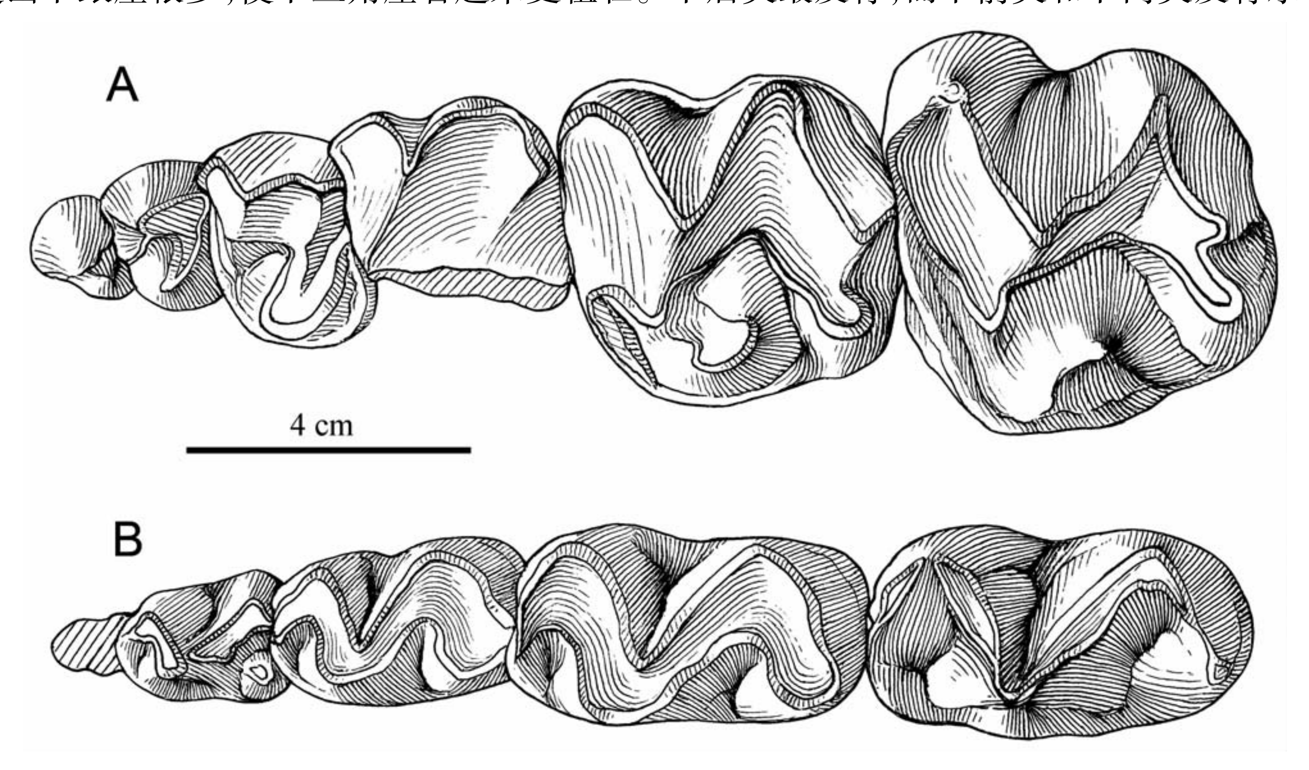


图 4 临夏奈王爪兽(新种)的上、下颊齿冠面

Fig. 4 Upper and lower cheek teeth of *Nestoritherium linxiaense* sp. nov., occlusal view

A. HMV 1432; B. IVPP V 16376

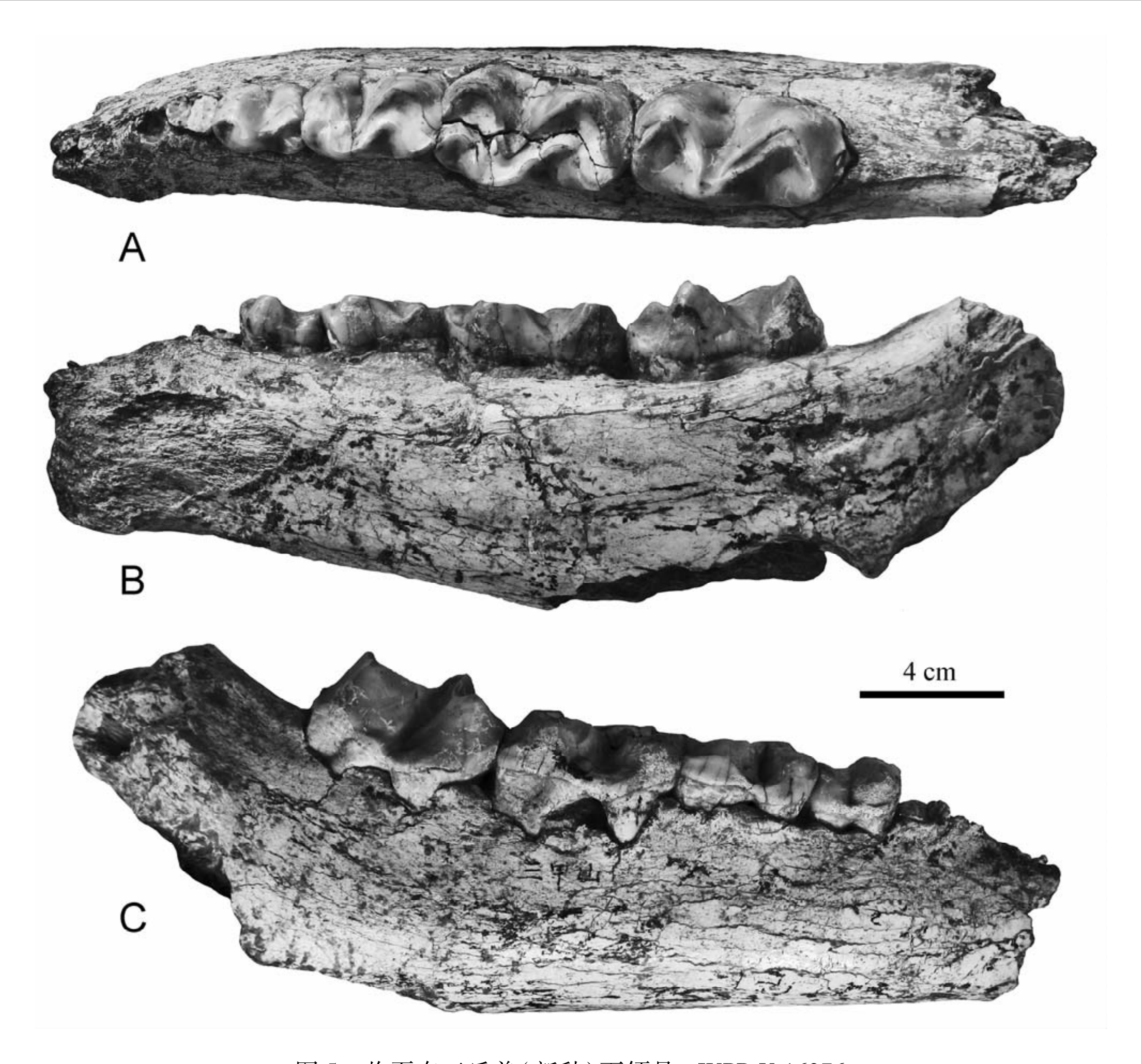


图 5　临夏奈王爪兽(新种)下颌骨, IVPP V 16376

Fig. 5　*Nestoritherium linxiaense* sp. nov., mandible, IVPP V 16376

A. 冠面视 occlusal view; B. 舌侧视 lingual view; C. 唇侧视 labial view

最低,下内尖孤立。下前脊短;下原脊比下后脊磨蚀程度轻,使下后脊看起来更宽;下次脊发育水平最弱,仅存在于下次尖之后,而远未到达下内尖。前谷和后谷均较浅,后谷与前谷相比稍大,外谷窄。齿带弱,仅存在于下三角座唇侧和下跟座舌侧。

m1: 中等磨蚀。初具"W"结构,下三角座明显不如下跟座发育。各尖均较前臼齿更发育,尤其是下内尖已成为发育程度最高的尖。下前脊最弱,向后各脊发育水平逐次升高。前谷最浅,后谷次之,后谷比前谷大很多,外谷呈"V"字型深陷。齿带弱,仅存在于唇侧,在后侧由于牙齿排列紧密而不能看到。

m2: 典型的"W"结构,磨蚀稍比 m1 重,但尺寸要大很多。下三角座比下跟座更宽。下前尖最弱,其余各尖发育程度相近,无下后附尖。下前脊弱,下后脊最发育,下原脊与下次脊平行。前谷浅,后谷更深,外谷宽阔。唇舌两侧无齿带,但有后齿带发育。另外 m2 的齿根非常粗壮。

表 4 临夏奈王爪兽上颊齿测量及与相关属种的比较

Table 4 Upper teeth measurements of *Nestoritherium linxiaense* and some other species of Chalicotheriinae (mm)

Measurements		*N. linxiaense*	*H. sinense* Li & Deng, 2003	*N. sivalense* Tong, 2006	*C. brevirostris* Colbert, 1934	*A. grande* Zapfe, 1979
P2	L	13.3		12.5	12.5	12.0～16.4(14.5)
	W	15.3		14.7	12.0	12.0～16.2(14.7)
	L/W (%)	86.9		85.0	104.2	90.1～109.3
P3	L	14.1～14.8(14.5)		20.0	15.0	16.0～18.0(17.1)
	W	19.8～20.5(20.3)		20.6	18.0	18.0～19.7(18.9)
	L/W (%)	68.8～74.7		97.1	83.3	88.8～92.8
P4	L	18.0～20.0(19.4)	18.6	17.7	17.5	18.2～22.0(19.5)
	W	25.5～28.7(27.1)	29.6	23.0	23.0	22.5～25.0(23.4)
	L/W (%)	69.5～70.6	62.8	77.0	76.1	79.8～88.0
M1	L	29.1～32.5(30.8)	31.3	22.0	29.0	29.0～36.0(32.7)
	W	33.7～37.5[a]	36.7	31.7	32.0	26.3～34.0(31.2)
	L/W (%)	77.6[a]～96.4	85.3	69.4	90.6	97.4～110.3
M2	L	42.8～44.7(44)	49.3	41.8	39.0	39.5～45.2(42.9)
	W	41.3～41.6(41.5)	52.6	40.4	40.0	37.7～43.0(40.6)
	L/W (%)	102.9～108.2	93.7	103.5	97.5	102.3～109.2
M3	L	48.5～49.0(48.9)	49.3	36.4	41.0	36.0～45.5(41.0)
	W	48.7～48.9(48.8)	55.8	39.4	41.0	41.4～48.0(44.5)
	L/W (%)	99.4～100.4	88.4	92.4	100.0	86.9～97.2

Note: L. length; W. width; ( ). average value; a. estimated value.

m3：磨蚀较少。双“V”结构明显，下三角座与下跟座发育程度相近。下原尖与m1和m2相比更靠近舌侧，但更萎缩，下后尖和下内尖很发育，下后附尖近于消失。下原脊更弱，下后脊最发育，下原脊与下次脊平行，下后脊与下次脊近直角。前、后谷大小相近，前谷底部平坦，后谷底部深陷，外谷开阔。齿带仅存在于牙齿前后两侧，前齿带微弱，后齿带略有缺损，从保留状况来看，应该有小尖状凸起，可能是退化的下次小尖。

2 比较与讨论

Nestoritherium linxiaense sp. nov. 面部缩短，牙齿低冠，上臼齿冠面近方形，显示此种当归入Chalicotheriinae亚科。此亚科包含 *Butleria*，*Kalimantsia*，*Chalicotherium*，*Anisodon*，

表 5　临夏奈王爪兽下颊齿测量及与相关属种的比较

Table 5　Lower teeth measurements of *Nestoritherium linxiaense* and some other species of Chalicotheriinae

(mm)

Measurements		*N. linxiaense*	*H. sinense* Qiu, 2002	*N. sivalense* Tong, 2006	*N. wuduense* Xue & Coombs, 1985	"*C.* cf. *C. brevirostris*" Hu, 1959; Wang & Wang, 2001	*A. grande* Zapfe, 1979
p2	L	9.0[a]	12.0		8.4～9.0(8.7)	11.0	9.1～12.6(11.1)
	W	9.0[a]	12.0		7.2～7.6(7.4)	9.0	8.5～9.5(9.1)
	L/W (%)	100.0[a]	100.0		110.5～125.0	122.2	101.1～133.7
p3	L	14.4[a]	13.5	14.0	9.5～14.2(11.6)	15.0	15.0～17.5(16.1)
	W	11.1[a]	11.3		7.9～11.0(9.5)	14.0	9.6～11.8(11.1)
	L/W (%)	129.7[a]	119.5		120.3～129.1	107.1	137.3～157.3
p4	L	23.5	18.2	19.6	20.0～21.3(20.7)	22.0	21.0～24.8(22.8)
	W	18.0	15.3	12.4	13.5～14.5(14.0)	18.5	15.4～18.1(17.0)
	L/W (%)	130.6	119.0	158.1	146.9～148.1	118.9	122.1～145.5
m1	L	35.5	27.4	24	30.0～30.2(30.1)	29.0	28.1～33.2(30.9)
	W	21.9	18.8	13.3	17.3～18.4(17.9)	21.0	16.8～21.6(19.6)
	L/W (%)	162.1	145.7	180.4	164.1～173.4	138.1	151.4～178.0
m2	L	49.1	42.4	32.6	40.0～41.2(40.6)	43.0～45.4(44.2)	36.7～41.4(39.3)
	W	28.0	26.3	17	21.6～22.0(21.8)	25.4～25.5(25.5)	22.4～27.0(24.1)
	L/W (%)	175.4	161.2	191.8	181.8～190.7	168.6～178.7	153.3～170.8
m3	L	52.8	46.5	37.2	45.0～45.6(45.3)	47.5～49.0(48.3)	40.3～46(43.0)
	W	31.2	24.8	20.6	21.1～21.4(21.3)	25.5～27.6(26.6)	22.0～26.3(23.6)
	L/W (%)	169.2	187.5	180.6	210.3～216.1	177.5～186.3	174.9～197.7

Note: L. length; W. width; ( ). average value; a. estimated value.

Nestoritherium 和 *Hesperotherium* 六个属，其中 *Butleria* 和 *Kalimantsia* 是非洲早中新世和欧洲晚中新世的两个演化旁支（Butler, 1965; de Bonis et al., 1995; Geraads et al., 2001, 2006），与本文标本相去甚远，不作比较。*Hesperotherium* 是中国早更新世的一个非常特化的类群，邱占祥（2002）将之从 *Nestoritherium* 分离出来，是 *Nestoritherium* 的直系后代，同号文、邱占祥（2009）还另建立了一个新种 *H. huaiheensis*。

Chalicotherium 的上齿列从侧面看较平直，下臼齿的三角座为 U 型，这两个特征是此属区别于其他各属的最明显特征，这是 Anquetin et al. (2007) 的系统分析和分类的结果。属型种为产自欧洲的 *C. goldfussi*，另有产于内蒙古通古尔地区的 *C. brevirostris*（Colbert, 1934 记述）和河北的 *C.* cf. *C. brevirostris*（胡长康，1959 记述）。这两个种在头骨上与 *N. linxiaense* 最明显的区别是鼻骨的形态，*Chalicotherium* 鼻骨结合部小，并且与泪骨不相接触，而本文新种则鼻骨结合部宽阔，与泪骨接合明显。*N. linxiaense* 上齿列从侧面看弯曲，有弧度，下臼齿三角座呈 V 型，显示其不能归入 *Chalicotherium*。另外 *Chalicotherium* 还有

许多原始的特征,例如Colbert(1934)描述的 *C. brevirostris* 的头骨低平,前臼齿退化程度低,臼齿原小尖发育,这些特征都与原始的爪兽类群更相似。

无论是从 Anquetin et al. (2007)的系统分析,还是从形态对比来看,*Nestoritherium* 与 *Anisodon* 都应该是姊妹群关系。但这两个属也有明显的区别,在于:*Nestoritherium* 前臼齿与臼齿齿列长度的比例很小,这与其他各属均不相同(*Hesperotherium* 比例亦较小);在 *Nestoritherium* 属中,门齿退失,下犬齿发育,其他早期各属下门齿和下犬齿都存在,且较为发育;*Nestoritherium* 上臼齿原小尖和原脊进化过程中逐渐退化,至 *Hesperotherium* 则消失,*Anisodon* 上臼齿原脊萎缩,但原小尖趋于独立并靠近前尖;*Nestoritherium* 上臼齿后脊发育程度不及 *Anisodon*, 但 M3 的后凹收缩程度更大;*Nestoritherium* 下颌粗壮,在门犬齿逐渐退失的过程中,下颌水平支下缘弧度逐渐增大,*Anisodon* 相对较弱,下颌水平支下缘平直。从这两个属的对比来看,本文所述材料显然不能归入 *Anisodon*。*N. linxiaense* 区别于 *Anisodon*的其他特征还有:*N. linxiaense* 的鼻骨与泪骨相接,*Anisodon* 和其他 Chalicotheriinae 各种均不具此特征;*N. linxiaense* 的上臼齿原尖位置比 *Anisodon* 更接近前尖位置,即原尖位置更靠前;*N. linxiaense* 可能具有弱的下门齿,*Anisodon* 下门齿发育;*N. linxiaense* 外脊后半叶萎缩程度更大。

Nestoritherium 包含三个种:*N. sivalense*, *N. wuduense* 和 *N. linxiaense* sp. nov., 另外 *Hesperotherium* 应当是 *Nestoritherium* 的直系后代。新种与其他种相比都有较为明显的区别,*N. sivalense* 和 *Hesperotherium* 上臼齿的原小尖和原脊完全缺失或仅有微弱残余,而且此两种均为早更新世的种类,与本文新种在年代上相差较远。

N. wuduense 是 Xue and Coombs (1985)描述的产自甘肃武都晚中新世的一个种类,标本仅两件下颌骨,最初被归入 *Chalicotherium*, de Bonis et al. (1995)的系统发育也支持此观点,但在 Anquetin et al. (2007)的更大规模矩阵的系统分析中,这个种被归入了 *Anisodon*。在本文中,如前对 *Nestoritherium* 的评注,这个种应当归入 *Nestoritherium*。与之相比,两个种类也有较大的不同,从下颌骨对比来看,*N. wuduense* 的下颌联合后缘位于 p3 前缘水平,*N. linxiaense* 在 p2 前缘水平;*N. linxiaense* 水平支向后增高的趋势比 *N. wuduense* 更明显;*N. wuduense* 的下颌水平支加厚,但仍不及 *N. linxiaense* 粗壮。从下牙的对比来看,*N. wuduense* 的尺寸小,且牙齿更窄;*N. wuduense* 犬齿的齿根比 *N. linxiaense* 粗壮,齿隙更长;*N. wuduense* 的 p4 下次脊发育,下跟座比下三角座低但更长,下三角座"U"型,*N. linxiaense* 则是下次脊退化,下三角座比下跟座更长,下三角座"V"型;在臼齿,*N. wuduense* 的下前尖发育水平比 *N. linxiaense* 稍高,*N. wuduense* 的下前脊走向与齿列走向近于垂直,而在 *N. linxiaense* 则不垂直,*N. wuduense* 的下后附尖在磨蚀轻时清晰可见,在磨蚀重时可能不见,*N. linxiaense* 的下后附尖极不发育,*N. wuduense* 齿带更发育,尤其是 m3 的后齿带,而 *N. linxiaense* 较弱。

从以上对比可以看出,*N. linxiaense* 与所有已知的种类都不相同,与 *Nestoritherium* 各种相比,有许多原始的特征,主要表现在:上臼齿原小尖和原脊虽已表现出退化趋势,但还是比较发育的;齿列长度较长,个体较大;齿隙短;下颌水平支底缘较为平直。这些特征在 *Nestoritherium* 中都是比较原始的,显示 *N. linxiaense* 是本属已知最原始的种。

Wang and Wang (2001)和同号文(2006)曾经指出在新近纪 Chalicotheriinae 的演化序

列中,表现出如下趋势:吻部变短、下门齿消失、前臼齿列变短、下颌骨水平支后部变深(或高)、下颊齿的跟座比三角座长、齿带更发育、下后附尖与下后尖融合、下前脊与下原脊以及下原脊与下后脊之间的夹角均呈“V”型。而实际上,从我们的观察来看,下臼齿的齿带总体来说更应当趋于退化,而不是更发育。除这些特征外,应当还有:鼻切迹的位置后移、上颌骨缩短、鼓泡前移、下颌变得更厚重、下颌联合后缘后移和下犬齿由发达到退化再到消失。

后山地点出土哺乳动物化石非常丰富,*Hezhengia bohlini* 是最优势的种类(邱占祥等,2000), 另外还有 *Promephitis parvus* (小臭鼬)、*Parataxidea sinensis* (中华副美洲獾)、*Hyaenictitherium wongii* (翁氏鬣形兽)、*Dinocrocuta gigantea* (巨鬣狗)、*Tetralophodon exoletus* (保德四棱齿象)、*Hipparion chiai* (贾氏三趾马)、*H. weihoense* (渭河三趾马)、*Acerorhinus hezhengensis* (和政无鼻角犀)、*Chilotherium wimani* (维氏大唇犀)、*Iranotherium morgani* (摩根伊朗犀)、*Diceros gansuensis* (甘肃黑犀)、*Cervavitus novorassiae* (新罗斯祖鹿)、*Metacervulus* sp. (后麂未定种)、*Samotherium* sp. (萨摩兽未定种)、*Honanotherium schlosseri* (舒氏河南兽)、*Palaeotragus* sp. (古麟未定种)、*Gazella* sp. (羚羊未定种)和 *Miotragocerus* sp. (中新羚未定种)等,在地质年代上属于灞河期的 NMU 9, 相当于欧洲 Vallesian 期的 MN 10。

后山地点动物化石均为温带草原型动物(邓涛、邱占祥,2007), 梁忠、邓涛(2005)也指出中国北方晚中新世正处于一个草原广布、气候干燥的时期。但是本文所描述的爪兽是典型的林栖动物,需要较为湿润的环境。化石出土地点大量交错的砾石透镜体表明当地曾经存在过河流,在晚中新世此处分布着在干旱草原上局部存在的湿润丛林。此处大量的化石应是干旱季节动物死亡后,它们的遗骸在洪水泛滥时被冲进河道进而埋藏形成的,这也与梁忠、邓涛(2005)的结论相一致。

3　系统发育分析

对 Chalicotheriinae 的分类系统很多人给出了多种方法(Holland and Peterson, 1914; Colbert, 1934; Coombs, 1989; de Bonis et al., 1995; McKenna and Bell, 1997; Anquetin et al., 2007), 但到目前为止,仅有 de Bonis et al. (1995)和 Anquetin et al. (2007)对其进行过系统发育分析,然而他们的分析都没有包括 *Anisodon salinum*, “*Chalicotherium* cf. *C. brevirostris*”和 *Hesperotherium*, 而且其性状特征的选择也有一定程度的偏颇。在临夏盆地新发现的爪兽化石(即本文所述新种)保存状态非常好,能够为爪兽的进化分析提供更好更多的信息,因此有必要对 Chalicotheriinae 重新进行系统发育分析。

在种类选择上,主要选择 Anquetin et al. (2007)所用,但去除了 Vathylakkos, Titov Veles 和 Lgr 1065, 因为在所能接触到的资料中,没有这些材料的详细描述和精确图片及数字。Lgr 1065 虽然在 Anquetin et al. (2007)中有较好的图版和描述,但此化石材料可能还有一些挤压或其他的问题,所以也被排除在外。添加了 5 个种类:*Anisodon salinum*, *Chalicotherium pilgrimi*, “*C.* cf. *C. brevirostris*”, *Hesperotherium* 以及本文所描述的新种 *Nestoritherium linxiaense*。其中,*C. pilgrimi* 和 *A. salinum* 是为了确定其分类地位而添加

的,其特征数据主要根据原始文献(Forster-Cooper, 1920; Colbert, 1935; Pickford, 1982)的描述和对图版的观察。

在选择特征时,大部分为 Anquetin et al.(2007)中所采用的,但本文对这些特征进行了重新归纳,删除了一些不必要的特征,包括 Anquetin et al.(2007)的第 12, 39 和 48 号特征,对一个特征进行了修改,即本文中第 47 号(Anquetin et al.(2007)的第 42 号)特征。添加了 8 个新特征,分别是第 10, 13, 31, 33, 35, 41, 44 和 55 号。新添加的 8 个特征分别是:眶下孔的位置、颧弓前端的位置、齿隙的长度、下颌水平支的粗壮程度、下颌联合底缘的走向、前臼齿与臼齿长度的比例、P4 或 p4 是否亚臼齿化和下臼齿齿带的发育水平。另外,在本文所选特征中,有一部分在本文分析中是 Chalicotheriinae 的共有衍征,例如第 6 和 14 号等,这些特征对本文中各种的分类没有意义,但事实上这些特征在其他标本中很可能会有不同的编码,因此在本文予以保留,在将来的研究中可能会有用。具体特征及特征编码见附录Ⅰ和Ⅱ。

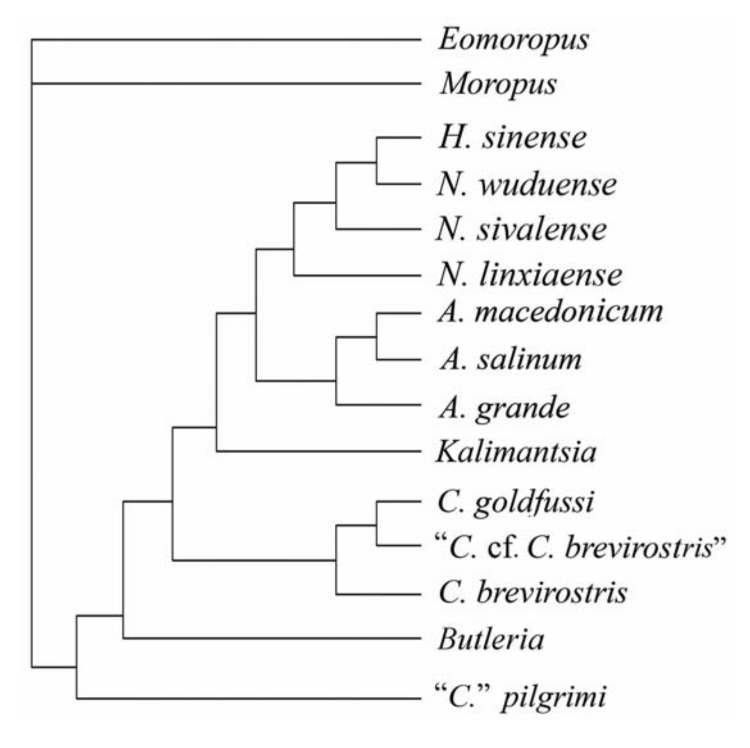


图 6 根据 56 个头部特征建立的 Chalicotheriinae 系统树

Fig. 6 Phylogeny of Chalicotheriinae based on 56 cranio-mandibular characters

定义 *Eomoropus* 和 *Moropus* 作为外群,所有特征等价,利用 PAUP 4b10 进行 Branch-and-Bound 和 Hsearch 搜索,仅得到同一个最大简约树(CI = 0.693, RI = 0.712)(见图 6)。

在分析结果中,*A. grande*, *A. macedonicum* 与 *N. wuduense* 和 *N. sivalense*,再加上本文所增加的 *A. salinum*, *Hesperotherium* 和新种,表现为一个大的支系,为此亚科最繁荣的支系。将这 7 个种从其他种中区分开来的特征,即共有衍征有 4 个:泪结节存在(第 4 号,RI = 1)、颧弓在腹侧与 M3 之间有沟槽(第 7 号,RI = 1)、左右上齿列向前收缩(第 22 号,RI = 0)以及 M3 后尖和后附尖的外壁与齿列方向近平行(第 50 号,RI = 0)。将这 7 个种分为 3 个属:*Anisodon*, *Nestoritherium* 和 *Hesperotherium*。

Anisodon 包括 *A. grande*, *A. salinum* 和 *A. macedonicum*, 其共有衍征为 4 个,即颧弓较短(第 11 号,RI = 0)、M2 的后尖比前尖更靠近唇侧(第 49 号,RI = 0)和颧弓前端的位置(第 56 号,RI = 1)。另外,在本文中未作系统分析的 *A. yuanmouensis* 也应当归于这个属,其形态与 *A. salinum* 最为接近。至于 *Anisodon* 的属名来源,Anquetin et al.(2007)已经作过详细的分析,在此不作赘述。

Nestoritherium 包括模式种 *N. sivalense*, 本文新种以及 *N. wuduense*, 其共有衍征为:下颌水平支加厚(第 33 号,RI = 0)和前臼齿齿列短(第 41 号,RI = 0)。在 Anquetin et al.(2007)的分析中,这个属的两个种 *N. sivalense* 和 *N. wuduense* 属于"*Anisodon* Clade", 在

本文中 *Nestoritherium* 和 *Hesperotherium* 共同构成一个支系，由于 *Hesperotherium* 十分特化的特征，故将之单独划为一属。*Nestoritherium* 是 Kaup 于 1859 年根据模式种建立的，另外一个属名 *Circotherium* 是其晚出异名（Colbert, 1935；同号文，2006）。此属的起源很可能就是在中国北方，而印度的 *N. sivalense* 是由中国北方迁徙过去的。

Hesperotherium 为一高度特化的类群，包括 *H. sinense* 和同号文、邱占祥（2009）建立的、但本文并没有加以分析的一个新种——*H. huaiheense*。其共有衍征为：下颌臼齿后无空间（第 36 号，RI = 0）、无下犬齿（第 40 号，RI = 0）、P4 或 p4 无亚臼齿化现象（第 44 号，RI = 1）。修订属征为：低冠型中等大小爪兽，下门齿、下犬齿和 p1 退化消失；前臼齿不臼齿化，P4 原尖孤立，无原脊和后脊；上臼齿无原小尖和原脊，外脊很发达，后半叶萎缩；下颌粗壮，联合部长而厚重，下缘弧形，m3 与下颌上升支之间无间隙；p2 – p4 之长小于 m3 的长度，下后附尖极弱或无，m3 后齿带发育。

在本文分析中，*Chalicotherium goldfussi*，“*C.* cf. *C. brevirostris*”和 *C. brevirostris* 成为一个支系，这 3 个种应该同归一属，但由于发现材料较少（*C. goldfussi* 除外），其真正进化关系还不能完全确定。“*C.* cf. *C. brevirostris*”可能与 *C. brevirostris* 有所不同，后者可能是进化的主干类型。*Chalicotherium* 与 *Anisodon* 和 *Nestoritherium* 最明显的区别在于：*Chalicotherium* 的上齿列从侧面看较平直，而 *Anisodon* 和 *Nestoritherium* 则较弯曲；*Chalicotherium* 下臼齿三角座 U 型，*Anisodon* 和 *Nestoritherium* 为 V 型。

另外，在系统发育分析中还发现，*C. pilgrimi* 位于 Chalicotheriinae 的基干部位，成为此亚科的最原始种类，但本文所采编的数据信息主要来自原文描述和不是特别清楚的图版，因此不做更深入的探讨。

这样 Chalicotheriinae 就有 6 个属，分别是 *Butleria*，*Chalicotherium*，*Kalimantsia*，*Anisodon*，*Nestoritherium* 和 *Hesperotherium*，系统分类应当如下：

Chalicotheriinae Gill, 1872
- *Butleria* de Bonis et al., 1995
  - *B. rusingensis* (Butler, 1965)
- *Chalicotherium* Kaup, 1833
  - *C. goldfussi* (Kaup, 1833)
  - *C. pilgrimi* (Forster-Cooper, 1920)
  - *C. brevirostris* (Colbert, 1934)
  - *C.* cf. *C. brevirostris* (Colbert, 1934)
- *Kalimantsia* Geraads et al., 2001
  - *K. bulgarica* Geraads et al., 2001
- *Anisodon* Lartet, 1851
  - *A. salinum* (Forster-Cooper, 1922)
  - *A. yuanmouensis* (Ma, 1997)
  - *A. grande* (Blainville, 1849)
  - *A. macedonicum* (de Bonis et al., 1995)
- *Nestoritherium* Kaup, 1859
  - *N. linxiaense* sp. nov.
  - *N. sivalense* (Falconer & Cautley, 1868)
  - *N. wuduense* (Xue & Coombs, 1985)
- *Hesperotherium* Qiu, 2002
  - *H. sinense* (Owen, 1870)
  - *H. huaiheense* Tong & Qiu, 2009

另外，需要说明的是，在 Anquetin et al.（2007）的“*Anisodon* Clade”中，*A. grande* 和 *A. macedonicum* 形态相似，而且进化方向与 *Nestoritherium* 不同，这二者应当同属于 *Anisodon*。另外，我国云南的 *A. yuanmouensis* 与南亚西瓦里克的 *A. salinum* 形态和尺寸差别很小，这二者应当也是 *Anisodon* 属的成员。*Anisodon* 的共同特征有：个体小，上臼齿原小尖趋于孤立，下门齿和下犬齿存在且较为发育，鼻骨和泪骨不接触。

致谢 感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所新近纪课题组各位老师、同学和甘肃省博物馆颉光普研究馆员给予的诸多帮助,沈文龙绘制插图,美国马萨诸塞大学的 Margery Coombs 修改英文摘要并提出宝贵意见,在此一并致谢。

A NEW SPECIES OF CHALICOTHERIINAE (PERISSODACTYLA, MAMMALIA) FROM THE LATE MIOCENE IN THE LINXIA BASIN OF GANSU, CHINA

CHEN Shao-Kun[1,2] DENG Tao[2] HE Wen[2] CHEN Shan-Qin[2]

(1 *Chongqing Three Gorges Institute of Paleoanthropology*, *China Three Gorges Museum* Chongqing 400015 chenshaokun_ivpp@ yahoo. com. cn)

(2 *Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates*, *Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology*, *Chinese Academy of Sciences* Beijing 100044)

(3 *Hezheng Paleozoological Museum* Hezheng, Gansu 731200)

Key words Linxia Basin, Late Miocene, Chalicotheriinae, *Nestoritherium*

Summary

Chalicothere fossils are rare in Chinese Neogene deposits. A new chalicothere species from the Linxia Basin of Gansu Province, *Nestoritherium linxiaense* sp. nov., is described and studied here. This species represents the most primitive *Nestoritherium* known. Based on this new species, the generic name *Nestoritherium* is revalidated and the species *N. wuduense* (Xue and Coombs, 1985) is referred to this genus. *Hesperotherium* is nested within *Nestoritherium*.

Class Mammalia Linnaeus, 1875
Order Perissodactyla Owen, 1848
Family Chalicotheriidae Gill, 1872
Subfamily Chalicotheriinae Gill, 1872
Genus *Nestoritherium* Kaup, 1859

Type species *Nestoritherium sivalense* (Falconer & Cautley, 1868).
Included species *N. wuduense* (Xue & Coombs, 1985).

Nestoritherium linxiaense sp. nov.

(Figs. 2–4; Tables 2–5)

Holotype HMV 1432, a skull without the occipital surface, right zygomatic arch, premaxilla and anterior nasal bone; right M1–3 and left P2–M3 preserved and showing moderate wear.

Referred specimens IVPP V 16366, middle part of a skull with left P3–M3; V 16375.1, right P3; V 16375.2, right P4; and V 16376, a broken right mandibular horizontal ramus with p4–m3.

Localities and horizon Holotype (HMV 1432), V 16366 and V 16375 from Houshan in Guanghe County (LX0008); V 16376 from Guonigou, Dongxiang County. Lower and middle part of Liushu Formation, early Late Miocene (Bahean or Vallesian).

Diagnosis Size medium to large, teeth brachydont, upper molars quadrate, braincase swollen, frontal not in contact with maxillary, nasal contacts with lacrimal, maxillary shortened posteriorly, infraorbital foramen located above the middle of M1, zygomatic arch thick, postglenoid process robust, glenoid cavity flat, vomer thick, tympanic bulla extending anteriorly, length of premolars short, protoconule weak, protoloph not well developed, ectoloph developed and posterior lobe shrunken, mandible strong and thickened lingually, diastema short, lower

canine present, entoconid of p4 weak and isolated, metastylid of lower molars not developed, and cingulum weak.

Comparison and discussion The shortened face and quadrate brachyodont upper molars of *Nestoritherium linxiaense* sp. nov. indicate that this species should belong to Chalicotheriinae, which includes six genera: *Butleria*, *Kalimantsia*, *Chalicotherium*, *Anisodon*, *Nestoritherium* and *Hesperotherium*. *Butleria* and *Kalimantsia* are very different from *N. linxiaense* and will not be compared with this new species.

N. linxiaense is different from *Chalicotherium*, which contains three species, *C. goldfussi*, *C. brevirostris* and *C.* cf. *C. brevirostris*. This genus is relatively primitive. Its upper dentition is convex in lateral view and its lower molar's trigonid is U-shaped. In contrast, the upper dentition of *N. linxiaense* is straight in lateral view and its lower molar's trigonid is V-shaped. Another main difference is the morphology of the posterior nasal bone, which is expanded and contacts the lacrimal in *Nestoritherium* but is narrow and separate from the lacrimal in *Chalicotherium*.

N. linxiaense can not belong to *Anisodon*, either. The nasal bones and lacrimal bones of *N. linxiaense* are in contact, which is not found in any remains of *Anisodon*. The incisors are weak or absent in *N. linxiaense*, but present and strong in *Anisodon*. The protoconule and protoloph in upper molars tend to be absent in *Nestoritherium*, while the protoconule tends to be isolated in *Anisodon*.

Hesperotherium, a Pleistocene chalicotheriid genus, should be nested within *Nestoritherium*. Members of *Nestoritherium*, *N. linxiaense*, *N. wuduense* and *N. sivalense*, share the characters: protoconule and protoloph weak, ectoloph developed, posterior lobe shrunken, lower incisors weak or lost and lower canine likely present but very weak. The new species has very distinct characters from other two species and these characters indicate that it is the most primitive species in this genus.

Fossil mammals of the Houshan locality are very abundant, including *Hezhengia bohlini*, *Promephitis parvus*, *Parataxidea sinensis*, *Hyaenictitherium wongii*, *Dinocrocuta gigantea*, *Tetralophodon exoletus*, *Hipparion chiai*, *H. weihoense*, *Acerorhinus hezhengensis*, *Chilotherium wimani*, *Iranotherium morgani*, *Diceros gansuensis*, *Cervavitus novorassiae*, *Metacervulus* sp., *Samotherium* sp., *Honanotherium schlosseri*, *Palaeotragus* sp., *Gazella* sp., and *Miotragocerus* sp. The age of the fossils belong to the Bahean age (NMU 9), equal to the Vallesian age in Europe (MN 10). These animals are all steppe or grassland dwellers (Deng and Qiu, 2007). Northern China was dry and hot in the Late Miocene (Liang and Deng, 2005), but the appearance of the new chalicothere suggests a wooded and wet component.

Phylogenetic analysis Based on 56 cranio-mandibular characters, a phylogenetic analysis was done. Via phylogenetic analysis, the generic name *Nestoritherium* is assured and the subfamily Chalicotheriinae is divided into 6 genera, which are *Butleria*, *Chalicotherium*, *Kalimantsia*, *Anisodon*, *Nestoritherium*, and *Hesperotherium*. *N. linxiaense* is a basal species of *Nestoritherium*, and *Hesperotherium* is nested within *Nestoritherium*.

References

Anquetin J, Antoine P, Tassy P, 2007. Middle Miocene Chalicotheriinae (Mammalia, Perissodactyla) from France, with a discussion on Chalicotheriinae phylogeny. Zool J Linn Soc, **151**: 577–608

Bonis L de, Bouvrain G, Koufos G et al., 1995. Un crâne de Chalicothère (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène supérieur de Macédoine (Grèce): remarques sur la phylogénie des Chalicotheriinae. Palaeovertebrata, **24**: 135–176

Butler P M, 1965. Fossil mammals of Africa. No. 18: East African Miocene and Pleistocene chalicotheres. Bull Brit Mus Nat Hist (Geol), **10**(7): 163–237

Colbert E H, 1934. Chalicotheres from Mongolia and China in the American Museum. Bull Am Mus Nat Hist, **67**: 353–387

Colbert E H, 1935. The proper use of the generic name *Nestoritherium*. J Mammal, **16**(3): 233 – 234

Coombs M C, 1982. Chalicotheres (Perissodactyla) as large terrestrial mammals. Proc Third North Am Paleont Conv, **1**: 99 – 103

Coombs M C, 1989. Interrelationships and diversity in the Chalicotheriidae. In: Prothero D R, Schoch R M eds. The Evolution of Perissodactyls. New York: Oxford University Press. 438 – 457

Deng T(邓涛), Qiu Z X(邱占祥), 2007. First discovery of *Diceros* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) in China. Vert Pal Asiat(古脊椎动物学报), **45**(4): 287 – 306(in Chinese with English summary)

Falconer H, 1868. On *Chalicotherium sivalense*. In: Murchison C A ed. Palaeontological Memoirs and Notes of the Late Hugh Falconer, Vol. 1. London: Robert Hardwicke. 208 – 226

Forster-Cooper C, 1920. Chalicotherioidea from Baluchistan. Proc Zool Soc London, **3**: 357 – 366

Geraads D, Spassov N, Kovachev D, 2001. New Chalicotheriidae (Mammalia) from Bulgaria. J Vert Paleont, **21**: 596 – 606

Geraads D, Spassov N, Kovachev D, 2006. The Bulgarian Chalicotheriidae (Mammalia): an update. Rev Paleobiol, **25**: 429 – 437

Holland W J, Peterson O A, 1914. The osteology of the Chalicotheroidea, with special reference to a mounted skeleton of *Moropus elatus* Marsh, now installed in the Carnegie Museum. Mem Carnegie Mus, **2**: 189 – 406

Hu C K(胡长康), 1959. Some Tertiary chalicotheres of northern China. Paleovert Paleoanthrop(古脊椎动物学报), **1**(3): 125 – 132(in Chinese)

Kaup J J, 1859. Beiträge zur Näheren Kenntnis der Urweltlichen Säugethiere. Viertes Heft, 4. Darmstadt: Eduard Zernin. 1 – 16

Li X C(李晓晨), Deng K(邓凯), 2003. Early Pleistocene chalicothere fossils from Huangjiawan, Zhen'an, Shaanxi, China. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **41**(4): 332 – 336(in Chinese with English summary)

Liang Z(梁忠), Deng T(邓涛), 2005. Age structure and habitat of the rhinoceros *Chilotherium* during the Late Miocene in the Linxia Basin, Gansu, China. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **43**(3): 219 – 230(in Chinese with English summary)

McKenna M C, Bell S K, 1997. A Classification of Mammals above the Species Level. New York: Columbia University Press. 1 – 631

Owen R, 1870. On fossil remains of mammals found in China. Quart J Geol Soc London, **26**: 417 – 434

Pickford M, 1982. Miocene Chalicotheriidae of the Potwar Plateau, Pakistan. Tertiary Res, **1**: 13 – 29

Qiu Z X(邱占祥), 2002. *Hesperotherium*: a new genus of the last chalicotheres. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **40**(4): 317 – 325(in Chinese with English summary)

Qiu Z X(邱占祥), Deng T(邓涛), Wang B Y(王伴月), 2004. Early Pleistocene mammalian fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China. Palaeont Sin(中国古生物志), New Ser C, **27**: 1 – 198(in Chinese with English summary)

Qiu Z X(邱占祥), Wang B Y(王伴月), 2007. Paracerathere fossils of China. Palaeont Sin(中国古生物志), New Ser C, **29**: 1 – 396(in Chinese with English summary)

Qiu Z X(邱占祥), Wang B Y(王伴月), Xie J Y(谢骏义), 1998. Mid-Tertiary chalicothere (Perissodactyla) fossils from Lanzhou, Gansu, China. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **36**(4): 297 – 318(in Chinese with English summary)

Qiu Z X(邱占祥), Wang B Y(王伴月), Xie G P(颉光普), 2000. Preliminary report on a new genus of Ovibovinae from Hezheng district, Gansu, China. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **38**(2): 128 – 134(in Chinese with English summary)

Schulz E, Julia M F, Gildas M et al., 2007. Feeding ecology of Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla, Ancylopoda): result from dental micro- and mesowear analysis. Verh Natur Ver Hamburg, **47**: 5 – 31

Sisson S, 1953. The Anatomy of the Domestic Animals. Philadelphia: Saunders W B Camp. 1 – 972

Tong H W(同号文), 2006. *Hesperotherium sinense*, a chalicothere (Perissodactyla, Mammalia) from the Early Pleistocene Liucheng *Gigantopithecus* Cave. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **44**(4): 347 – 365(in Chinese with English summary)

Tong H W(同号文), Qiu Z X(邱占祥), 2009. Perissodactyla. In: Jin C Z, Liu J Y eds. Paleolithic Site: the Renzidong Cave, Fanchang, Anhui Province. Beijing: Science Press. 286 – 320(in Chinese with English summary)

Tong Y S(童永生), Wang J W(王景文), 2006. Fossil mammals from the Early Eocene Wutu Formation of Shandong Province. Palaeont Sin(中国古生物志), New Ser C, **28**: 1 – 195(in Chinese with English summary)

Wang X M, Wang B Y, 2001. New material of *Chalicotherium* from the Tsaidam Basin in the northern Qinghai-Tibetan Plateau, China. Paläont Z, **75**: 219 – 226

Xue X X, Coombs M C, 1985. A new species of *Chalicotherium* from the Upper Miocene of Gansu Province, China. J Vert Paleont, **5**: 336 – 344

Zapfe H, 1979. *Chalicotherium grande* (Blainv.) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinská Nová Ves), Tschechoslowakei. N Denksch natur hist Mus Wien, **2**: 1 – 282

附录 I　本文系统发育所选用的特征描述（据 Anquetin et al., 2007 修改）

Appendix I　The characters used in this paper (Modified from Anquetin et al., 2007)

1. Lateral outline of the upper tooth row 上齿列侧面视：(0) straight; (1) convex.
2. Upper border of the nasal opening 鼻切迹开口位置：(0) above P2 – P3; (1) P3 – P4; (2) P4 – M1.
3. Nasal-lacrimal contact 鼻 – 泪骨接触：(0) absent; (1) present.
4. Lacrimal tubercle 泪结节：(0) absent; (1) present.
5. Maxillary 上颌骨：(0) elongated; (1) shortened.
6. Postorbital process of the frontal 额骨眶后突：(0) absent; (1) present.
7. Groove between the ventral border of the zygomatic arch and M3 颧弓在腹侧与 M3 之间的沟槽：(0) absent; (1) present.
8. Postorbital process of the jugal 颧骨眶后突：(0) absent; (1) present.
9. Orientation of the jugal-squamosal suture with respect to the horizontal plane 颧 – 鳞骨缝走向与头骨水平走向的关系：(0) parallel; (1) oblique.
10. The location of infraorbital foramen 眶下孔的位置：(0) before the middle of M1; (1) above the posterior border of M1. New character.
11. Lengthening of the zygomatic arch 颧弓的长度：(0) short; (1) long.
12. Posterior part of the zygomatic arch 颧弓后部：(0) reaching the same level as the upper border of the orbit; (1) always lower than the level of the upper border of the orbit.
13. Anterior part of the zygomatic arch 颧弓前部：(0) reaching the level of the anterior border of M3; (1) reaching the same level as the mesostyle of M2. New character.
14. Transverse section of the braincase 脑颅横切面：(0) tent-shaped; (1) swollen.
15. Occipital condyles in lateral view 枕髁侧面观：(0) projected posteriorly to the skull; (1) not projected behind the lower part of the occiput.
16. Orientation of the paroccipital process 副枕突走向：(0) ventral; (1) ventral and lateral.
17. Furrow separating the postglenoid process from the external auditory meatus 关节后突与外耳道之间的沟：(0) wide; (1) thin.
18. Ventral border of the external auditory meatus 外耳道腹侧边缘：(0) smooth; (1) displaying a tubercle.
19. Occiput 枕面：(0) vertical; (1) with the upper part projected posteriorly.
20. Occipital condyle 枕髁：(0) elongated vertically; (1) not high and almost rounded.
21. Pterygoid lacuna 翼管孔：(0) absent; (1) present.
22. Upper tooth rows 左右上齿列：(0) converging anteriorly; (1) subparallel.
23. Retromolar space on the maxilla 上颌骨臼齿后空间：(0) absent; (1) present.
24. Choanal opening 内鼻孔开口位置：(0) far behind M3; (1) at the level of M3.
25. Canalis alisphenoideus 翼蝶管：(0) absent; (1) present.
26. Basioccipital 基枕骨：(0) with a medial crest; (1) smooth.
27. Shape of the tympanic bulla 鼓泡形状：(0) oval; (1) elbow-shaped.（短吻爪兽的特征重新编码）
28. Anterior wall of the tympanic bulla 鼓泡前壁：(0) extending anterior to the postglenoid process; (1) at the level of or a little behind the postglenoid process.

29. Stylo-hyoid fossa 茎突舌骨窝：（0）at the same level as the external auditory meatus；（1）displaced posteriorly with respect to the meatus level.
30. Foramen caroticum 颈动脉孔：（0）between the basioccipital and tympanic bulla；（1）perforating the posterior margin of the bulla；（2）posterior to the bulla.
31. Diastema 齿隙：（0）long；（1）moderate；（2）short. New character. This character was referred by Xue and Coombs（1985）but never been used in phylogenetic analysis.
32. Height of the mandibular corpus 下颌水平支高度：（0）increasing posteriorly；（1）constant.
33. Mandibular corpus 下颌水平支：（0）thickened；（1）not thickened. New character.
34. Angulus mandibulae 下颌角：（0）quite expanded ventrally；（1）not expanded.
35. Lower border of the symphysis in lateral view 下颌联合底缘侧面视：（0）smoothly；（1）turns upward. New character.
36. Retromolar space on the mandible 下颌臼齿后空间：（0）absent；（1）present.
37. Posterior extent of the symphysis 下颌联合后缘：（0）at the level of P2；（1）at the level of the boundary of P3 – P4.
38. Tuberosity under the symphysis 下颌联合下结节：（0）absent；（1）present.
39. Lower incisors 下门齿：（0）absent；（1）two；（2）three.
40. Lower canine 下犬齿：（0）absent；（1）present.
41. Premolar row/molar row 前臼齿列长度/臼齿齿列长度：（0）short；（1）long. New character. The length of premolar row can be responded to the degeneration of the premolars. In this study, premolar row/molar row <40% is coded 0, otherwise 1.
42. P2 第二上前臼齿：（0）longer than wide；（1）wider than long.
43. P3 第三上前臼齿：（0）protoloph reaching the protocone；（1）protoloph stopping at the protoconule.
44. P4 or p4 第四上或下前臼齿：（0）submolariform；（1）non-molariform. New character. The non-molariformed P4 or p4 is observed in *Hesperotherium* only（Tong, 2006）.
45. Protoconule on molars 臼齿原小尖：（0）absent；（1）present.
46. Position of the protocone on molars 臼齿上原尖位置：（0）slightly posterior to the paracone and protoconule；（1）subcentral with respect to the lingual side of the tooth.
47. Protoloph on molars 臼齿原脊：（0）absent on M3；（1）present but not reaching the protocone；（2）reaching the protocone. This character corresponds to character #42 of Anquetin et al.（2007）, which was coded in two states: reaching the protocone and not. Such a distinction is abandoned, for the protoloph is absent in *Hesperotherium* and *Nestoritherium* and therefore cannot be coded in the two states.
48. Anterior cingulum on upper molars 上臼齿舌侧齿带：（0）regularly lowered until the lingual border；（1）displaying a notch in front of the protocone.
49. M2 第二上臼齿：（0）metacone more labial than paracone；（1）metacone at least as lingual as paracone.
50. External wall of the metacone and metastyle on M3 第三上臼齿后尖和后附尖的外壁：（0）subparallel to the anterior-posterior lengthening；（1）subperpendicular to the anterior-posterior lengthening.
51. Postfossette on M3 第三上臼齿后窝：（0）more pinched than in other molars；（1）as wide as in other molars.
52. Posterior cingular crest on M3 第三上臼齿后侧齿带：（0）reaching the hypocone summit；（1）stopping at the base of the hypocone.
53. Entoconid of p4 第四下前臼齿的下内尖：（0）weak；（1）conspicuous.
54. Trigonid of lower molars 下臼齿下三角座：（0）V-shaped；（1）U-shaped.
55. Cingulum of lower molars 下臼齿齿带：（0）relatively developed；（1）weak. New character.
56. ‘Metastylid’ of lower molars 下臼齿‘下后附尖’：（0）weak；（1）strong.

附录 II 用于本文系统发育分析的特征矩阵

Appendix II The character matrix used in this paper

Taxa	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56
Eomoropus	?	?	0	0	?	1	?	?	?	?	?	1	?	0	0	?	1	1	1	1	0	?	0	?	1	1	1	1	0	?	0	1	1	1	?	0	0	?	2	1	1	0	0	0	1	0	2	0	–	–	1	1	1	0	0	1
Moropus	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	?	2	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	1	1	?	1	0	0	1
Butleria	0	0	?	?	0	?	?	?	?	1	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	?	0	?	0	0	2	1	1	0	1	0	1	0	1	?	?	1	1	?	1	0	?	1
C. brevirostris	0	1	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	1	?	1	0	1	1	?	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	1	0	1	0	1	1	0	1	1	?	?	?
"*C.* cf. *C. brevirostris*"	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0	1	1	0	1	1	0	?	0	1	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0
A. grande	1	?	?	1	1	?	1	1	?	1	0	1	1	1	?	1	1	1	0	1	?	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	?	?	?	1	?	?	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0
A. macedonicum	1	2	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
C. goldfussi	0	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	2	0	1	1	0	0	?	?	?	1	1	?	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	?
N. wuduense	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	1	1	1	0	0	1	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0
Kalimantsia	?	?	?	0	?	?	0	?	?	0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?
N. linxiaense	1	2	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	1	0	1	?	?	?	1	0	?	?	2	0	0	?	0	1	0	0	?	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
A. salinum	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	0	0	0	?	?	?	?	?	1	0	1	0	1	1	?	?	1	0	?	0	1	0
N. sivalense	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	2	0	0	?	0	?	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	–	0	1	0	1	0	1	?
H. sinense	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
"*C.*" *pilgrimi*	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	2	0	0	?	?	?	?	?	0	?